

Systématique

**ÉTUDE DES POPULATIONS
D'APHAENOGASTER (SUPERSP.)
PRAEDO EM. DU MAROC.
NOUVELLES LOCALITÉS
D'APHAENOGASTER MAROCAINES.
CAMPONOTUS RUBER FOREL, 1894 BONA SPECIES.
(HYMENOPTERA, FORMICIDAE)**

par
Henri CAGNIANT

L'étude de 31 échantillons de la fourmi marocaine *Aphaenogaster (supersp.) praedo* Em. à partir de données morphologiques et biométriques des trois castes a permis de distinguer trois groupes de populations géographiquement distinctes :

1. Groupe des populations nord-occidentales en étage bioclimatique semi aride chaud ou tempéré.
2. Groupe des populations méridionales et orientales en étage aride chaud ou tempéré.
3. Population du Massif du Sirwa, en semi aride froid ; des arguments morphologiques, écologiques, génétiques et historiques suggèrent que cette population constitue une espèce naissante à la suite d'un isolement géographique.

En addenda, on signale de nouvelles localités d'*Aphaenogaster* marocaines et l'on propose de considérer *Camponotus sicheli* Mayr, 1866 et *Camponotus ruber* Forel, 1894 (stat. nov.) comme deux prospecies de la superespèce *C. (supersp.) sicheli*, Mayr.

Populations d'*Aphaenogaster praedo*

Population study of *Aphaenogaster* (*supersp.*) *praedo* Em. from Morocco, with new localities of Moroccan *Aphaenogaster*. *Camponotus ruber* Forel, 1894 (Hymenoptera, Formicidae)

31 population samples of the Moroccan ant *Aphaenogaster* (*supersp.*) *praedo* Em. were studied using morphological and biometrical data in the three castes. Three morphotypes corresponding to three geographically well defined population groups are designated :

1. North-western population group in hot or temperate semi arid stage.
2. South-eastern population group in hot or temperate arid stage.
3. Population of the Sirwa Massif, in cold semi arid stage ; several morphological, ecological, genetic and historical arguments allow to consider this Sirwa population as an incipient species, following geographical isolation.

In addition, new localities of Moroccan *Aphaenogaster* are presented. *Camponotus sicheli* Mayr, 1866 and *Camponotus ruber* Forel, 1894 (stat. nov.) are propounded as being two prospecies of the superspecies *C. (supersp.) sicheli*, Mayr.

Introduction

L'étude d'une espèce doit prendre en compte le plus grand nombre possible de ses populations. Celles situées à la périphérie de l'aire de répartition offrent un intérêt particulier ; elles sont le lieu de différenciation des espèces nouvelles (MAYR, 1974 : 307 et seq.). Nous en proposons une illustration par l'étude des populations de la fourmi marocaine *Aphaenogaster* (*supersp.*) *praedo*. Une redescription de l'espèce *A. praedo* Emery, 1908 a déjà été présentée par ailleurs (CAGNIANT, 1987).

Méthodes

Les différents prélèvements (voir liste ci-dessous) ont été réalisés entre le 20 avril et le 15 mai de l'année indiquée. L'orthographe des noms de localités est celui de la Carte du Maroc au 100.000. Les colonies pour lesquelles on signale des sexués (autre la reine) ont été mises en élevage dans les conditions habituelles et ont produit une ou deux femelles ailées après retrait de la reine fondatrice. Dans la nature, des mâles (« pris sur le terrain ») sont produits dans les colonies dont la population est nombreuse (en général plus de 300 ouvrières) et possédant normalement une reine ; en élevage, on obtient des mâles en nombre à partir de la ponte des ouvrières, à la suite de l'orphelinage.

Les mesures biométriques ont été réalisées à l'aide du dispositif WILD MMS 235 (erreur = 0,01 mm). Les variables retenues pour ce travail sont : longueur et largeur de la tête (Lte et lat), longueur du scape (Lsc), grand diamètre de l'oeil composé (Doe) et celui de l'ocelle médian chez les sexués (doc, qui permet de calculer l'indice des ocelles = doc/distance entre les ocelles postérieurs), longueur, largeur et hauteur de l'alitrone des ailes (Lwb, lth et hth), longueur de l'épine propodéale (Lep, qui fournit l'indice des épines = Lep/distance du stigmate propodéal au bord postérieur), longueur, largeur et hauteur du pétiole et du postpétiole (Lpe, lpe, hpe, Lpp, lpp, hpp). Le pourcentage d'erreur sur les mesures s'avère inférieur à 3,5 % (selon la méthode d'YEZERINAC *et al.*, 1992).

Ces données ont été traitées par les techniques usuelles d'analyse : rapports biométriques, ACP, AFD ; les variables ne donnant pas de résultats significatifs après analyse de variance entre les groupes retenus, ont été éliminées (voir CAGNIANT *et al.*, 1991 pour plus de détails sur ces techniques).

Chez les mâles, les génitalia et en particulier les valves moyennes ont été examinées sur au moins 4 individus par échantillon. Les tests de reconnaissance des mâles ont été entrepris en fonction des reines vierges disponibles en 1992 ; la méthode, son principe et sa discussion ont été exposés par ailleurs (CAGNIANT, 1990a, 1991b, 1992a).

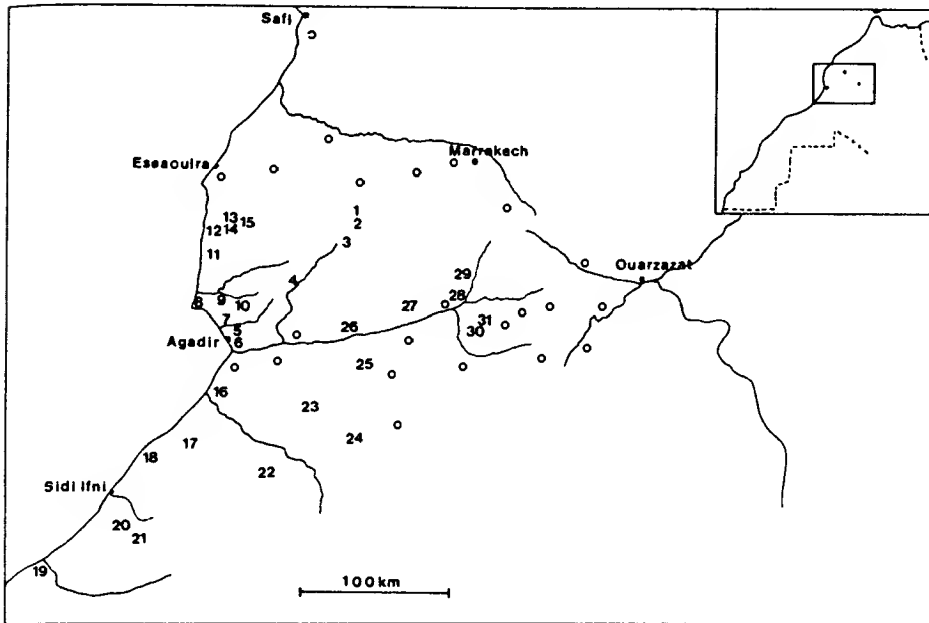


Figure 1

Carte des localités d'échantillonnage.

Les numéros correspondent aux localités décrites dans le texte. Les cercles sont des stations visitées par ailleurs mais où *Aphaenogaster (supersp.) praedo* n'a pas été trouvée. En cartouche, carte d'ensemble du Maroc, avec encadrée, la zone représentée.

Liste des stations (figure 1)

Aphaenogaster (supersp.) praedo Em.

1. Route de Chichawa à Agadir, au nord d'Imi-n-Tanout. Rocaille calcaire à genévriers rouges en bordure de l'oued. Exposition SW, 560 m. 1985. 30 ouvrières, la reine, 2 femelles ailées, 28 mâles (série des plésiosyntypes de la redescription).
2. Même localité, autre colonie : 20 ouvrières, reine, 2 ailées, 15 mâles.

Populations d'*Aphaenogaster praedo*

3. Bord de l'Assif-n-Aït Moussa au sud d'Imi-n-Tanout. Matorral à thuya, olivier, lentisque, caroubier, filaire, lavande, genêt, cistes. Sol limoneux et blocs calcaires. Exp. W, 1000 m. 1988. 25 ouvrières, reine, 2 ailées, 15 mâles.
4. Argana. Bord de l'oued et de cultures avec oliviers, amandiers, palmiers, lauriers roses. Sol limoneux-sableux. 720 m. 1992. 20 ouvrières, reine, 2 ailées, 15 mâles.
5. Environs d'Agadir. Parc régulièrement arrosé, planté d'eucalyptus et autres essences, sur sable. 50 m. 1992. 25 ouvrières, reine, 1 ailée, 15 mâles.
6. Même localité, autre colonie. 1990. 20 ouvrières.
7. Taghazout, au nord d'Agadir. Steppe arborée à arganier, caroubier, lentisque, euphorbe oursin et diverses herbacées. Sable encroûté. 20 m. 1990. 25 ouvrières, reine, 10 mâles (pris sur le terrain).
8. Cap Ghir. Formation macaronésienne à seneçon arborescent, euphorbe oursin, euphorbe de Beaumier, euphorbe du roi Juba, launaea arborescente, arganier, lentisque, lavande multifide, ononis, asparagus, hélianthèmes, chamaecystise. Calcaire. Exp. W, 20 m. 1990. 25 ouvrières, reine, 12 mâles (pris sur le terrain).
9. Tismarouara à l'est d'Immouzer. Matorral à arganier, thuya, genêt, euphorbe de Beaumier, lavande, thym et la liane *Periploca laevigata*. Calcaire. Exp. NW, 490 m. 1990. 20 ouvrières.
10. Plateau au-dessus des cascades d'Immouzer. Matorral à chêne vert, filaire, pin d'Alep, thuya, caroubier, lentisque, cistes, ononis, thym, genêt, asperule et autres herbacées. Grès. Exp. NW, 1100 m. 1992. 20 ouvrières.
11. Route d'Agadir à Essaouira, vers Tamanar. Matorral mixte de thuya, arganier, genévrier rouge, lentisque, genêt, cistes, lavande, globulaire, asphodèle, diverses graminées et autres herbacées. Calcaire. Exp. NW, 250 m. 1990. 20 ouvrières, reine, 12 mâles (pris sur le terrain).
12. Ida Wizza au sud de Smimou. Matorral à arganier, thuya, olivier, genêt, ciste, lentisque, lotier. Calcaires et argiles. Exp. SW, 380 m. 1990. 20 ouvrières.
13. Jbel Wamsit au sud d'Essaouira. Matorral à thuya et herbacées. Calcaire. Exp. W, 790 m. 1983. 30 ouvrières, reine, 1 ailée, 18 mâles.
14. Même localité. Matorral arboré de thuyas mélangé de caroubiers, oliviers et lentisques, avec lavande et asphodèles. Calcaire. Exp. NW, 830 m. 1983. 25 ouvrières, reine, 1 ailée, 15 mâles.
15. Même localité. Rocaille à thuyas et buissons bas sur calcaire. Exp. W, vers 1000 m. 1983. 20 ouvrières.
16. Embouchure de l'Oued Massa. Chemin en bordure des dunes à acacia, sueda, rétame, tamaris et mésembryanthémum sur sable compacté. 10 m. 1992. 18 ouvrières.
17. Environs de Tiznit. Steppe arborée à arganier, euphorbe oursin, launaea arborescente, lavande, asphodèle et autres herbacées. Sol rouge sur dolomie. Exp. N, 350 m. 1990. 20 ouvrières.
18. Mirleft au nord de Sidi Ifni. Sable encroûté le long des dunes avec rétame monosperme, ononis, divers hélianthèmes et asphodèles. 20 m. 1990. 25 ouvrières, reine, 15 mâles.
19. Fom Assaka au sud de Sidi Ifni. Bord de route avec arganiers sur sol sableux. 30 m. 1987. 10 ouvrières (ROJO DE LA PAZ leg.).
20. Jbel bou Timesguida au sud-est de Sidi Ifni. Arganier, thuya, ciste, palmier nain, thym, lavande, hélianthème. Limon sableux. Exp. W, 860 m. 1992. 20 ouvrières, reine, 2 ailées, 15 mâles.

Bulletin de la Société zoologique de France 121 (3)

21. Même localité. Matorral de chênes verts en buissons avec oxycèdre, divers cistes, ainsi que genêt, thym, lavande et assez nombreuses herbacées. Rhyolites et dacites. Exp. N, 1250 m. 1992. 25 ouvrières, reine, 1 ailée, 15 mâles.
22. Tizoghrane entre Tafraoute et Tiznit. Matorral d'arganier, olivier, sumac, genêt féroce, nerprun, lavande, thym, asphodèle microcarpe. Quartzite. Exp. N, 1040 m. 1990. 25 ouvrières, reine, 1 ailée, 15 mâles.
23. Au-dessus d'Aïn Baha. Steppe arborée d'arganiers avec quelques oliviers, gommiers, genévriers rouges, lentisques et cistes. Grès et quartzites. Exp. N, 1000 m. 1990. 20 ouvrières, 12 mâles.
24. Afa-n-Tenzout au NW de Tafraoute. Steppe à armoise, lavande, thym et herbacées. Grès et quartzites. Exp. NW, 1550 m. 1990. 25 ouvrières, reine, 15 mâles.
25. Agadir Igourem au-dessus d'Imaridene au SE de Tiout. Pâturage à arganiers épars, avec euphorbe oursin et lavande sur schistes. Exp. NW, 990 m. 1990. 20 ouvrières.
26. Près d'Al Boura, environs de Taroudannt. Cultures en bordure d'une seguia d'irrigation. Alluvions. 250 m. 1990. 20 ouvrières.
27. Tazzalt, pente sud du Tizi-n-Test, au-dessus de Tafinegoult. Arganiers sur calcaire. Exp. W, 980 m. 1992. 20 ouvrières, reine, 1 ailée, 15 mâles.
28. Au-dessus d'Aoulouz. Arganiers et cultures sur calcaires et marnes. Exp. SW, 1000 m. 1992. 20 ouvrières, reine, 1 ailée, 15 mâles.
29. Bou Rmdane au nord d'Agaouz, flanc sud du Haut Atlas. Matorral à genévrier rouge, oxycèdre, lentisque, ciste, lavande et thym sur granite. Exp. SE, 1400 m. 1992. 25 ouvrières, reine, 1 ailée, 15 mâles.
30. Tilsit, sur la piste de Taliwine à Askaoun, Massif du Sirwa. Formation à oxycèdre, genêt scorpion, palmier nain, lavande dentée, thym, sparte, armoise champêtre, hélianthème, scorzonère pygmée, ormenis. Granite. Exp. N, 1850 m. 1992. 30 ouvrières, reine, 1 ailée, 22 mâles.
31. Aglal, même localité. Steppe à armoise champêtre, ormenis, thym. Granite. Exp. NW, 1950 m. 25 ouvrières, reine, 2 ailées, 15 mâles.

Aphaenogaster curiosa Santschi, 1933. Echantillons supplémentaires introduits à titre comparatif.

- C1. Tinifine au-dessus d'Asni, Haut Atlas de Marrakech. Matorral à chêne vert. 1700 m. 30 ouvrières, 23 mâles.
- C2. Jbel Aghri au-dessus de Demnat. Pins et eucalyptus plantés sur un matorral de genévrier rouge, chêne vert et oxycèdre. 1050 m. 30 ouvrières, 20 mâles.
- C3. Isk-n-Tazoult, versant nord du Tizi-n-Tichka, Atlas de Telouat. Pelouse en bord de ruisseau. 1980 m. 30 ouvrières, 20 mâles.
- C4. Jbel Gourzatine au-dessus de Zawyet Tamarout, Haut Atlas occidental. Pelouse à xérophytes épineux. 2120 m. 30 ouvrières, 20 mâles (échantillon inédit ; pour C1, 2, 3 voir CAGNIANT, 1990c).

Résultats de l'étude multivariée et constitution des groupes de populations (figures 2 et 3)

Les analyses en composantes principales des données biométriques montrent que les échantillons d'ouvrières et de mâles se positionnent de manière similaire et de façon cohérente avec leur distribution géographique. Dans les deux cas, on observe le regroupement d'une part des prélèvements de la région nord-occidentale (éch. 1 à 15) et

Populations d'*Aphaenogaster praedo*

d'autre part de ceux d'origine plus méridionale ou orientale (16 à 29). Les deux échantillons du Sirwa (30 et 31) se placent ensemble, en position marginales. Les échantillons d'*A. curiosa* se trouvent nettement rejetés à part.

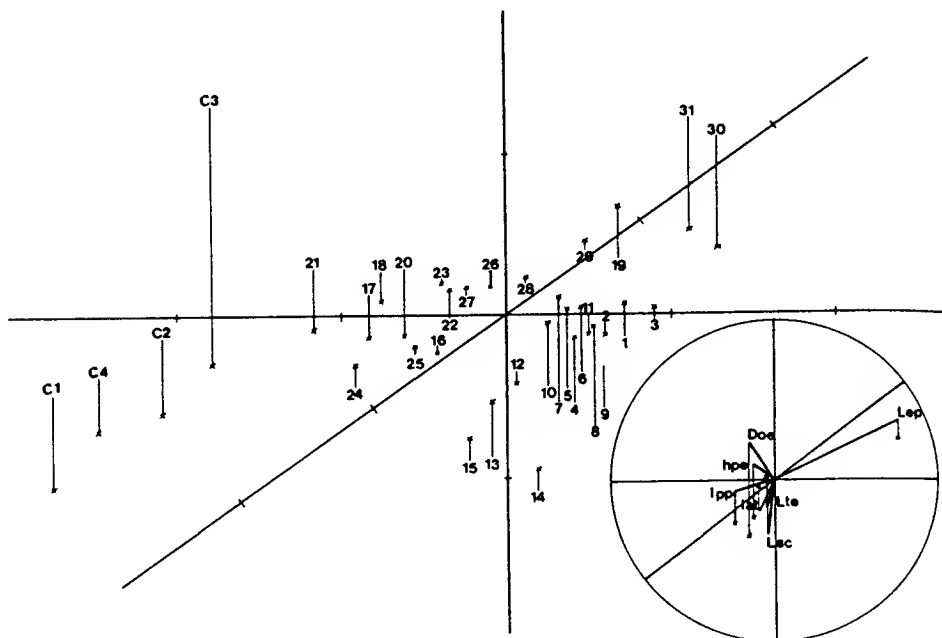


Figure 2

Graphique d'Analyse en Composantes Principales.

Espace des facteurs II, III et IV des échantillons ouvrières (N = 31 ; n = 693)
et variables dans la sphère unité. 1 division = 1 unité CP.

Contribution à l'inertie : CP1 = 70,3 % ; CP2 = 10,8 % ; CP3 = 8,2 % ; CP4 = 4,9 %.

Reconstruction des variables avec les quatre premiers axes = 92 à 99 % (sauf lat reconstitué à 89 %).

Contribution en % des variables aux quatre premiers axes : Lte = 16,4 ; 1,7 ; 0,0 ; 10,4. lat = 15,2 ; 1,4 ; 0,2 ; 13,0. Lsc = 15,6 ; 0,4 ; 0,6 ; 22,1. Doe = 12,5 ; 37,9 ; 24,5 ; 26,8. Lep = 11,8 ; 54,2 ; 35,1 ; 1,7. hpe = 14,7 ; 2,5 ; 12,7 ; 15,0. Lpp = 13,8 ; 2,0 ; 26,9 ; 10,9. L'axe I est un facteur essentiellement de taille auquel les variables contribuent à peu près équitablement. Lte et lat n'interviennent pas pour l'axe II (surtout marqué par Lep), ainsi que pour III et IV (plus composites).

L'hypothèse subséquente d'une partition en trois groupes a été soumise à l'analyse discriminante malgré l'inégalité des groupes (celui du Sirwa est petit) qui peut nuire à la qualité de la discrimination. Pour les ouvrières, on obtient 92,9 % d'individus « bien classés » ; Pseudo-F1 = 291,57 - bien supérieur au plus fort F trouvé avec les variables (pour Doe = 80,11 avec 2 et 690 ddl) entre les trois groupes. Aucun individu du groupe III (Sirwa) ne pourrait se placer ailleurs - seulement 5 du groupe II (méridionaux-orientaux) et 3 du groupe I (région nord-occidentale) seraient mieux classés dans ce groupe III. La majorité des « mal classés » (41/49) se répartit donc entre les groupes I et II.

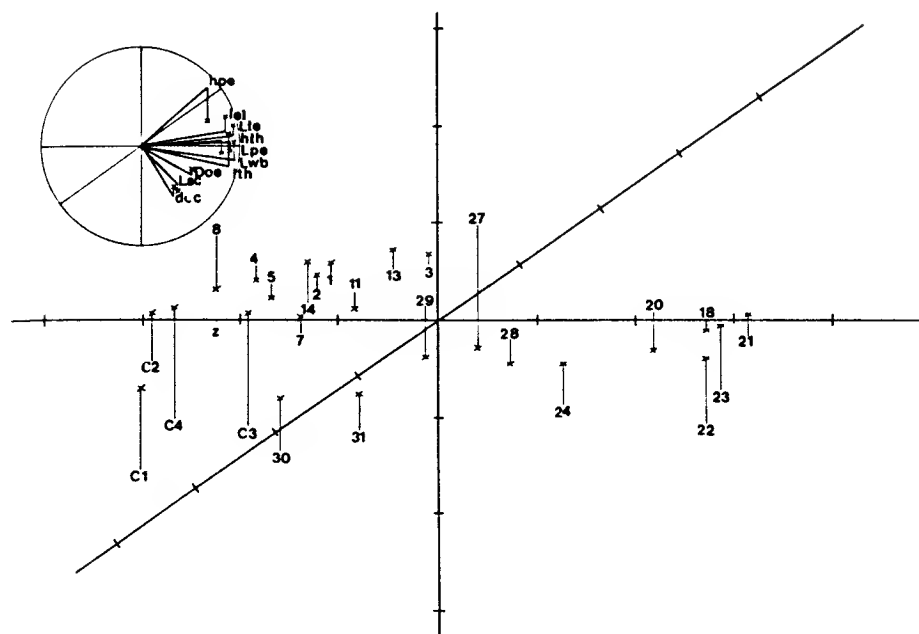


Figure 3

Espace des facteurs I, II et III des échantillons de mâles ($N = 20$; $n = 324$)
et variables dans la sphère unité. 1 division = 1 unité CP.

Contribution à l'inertie : CP1 = 66,7 % ; CP2 = 15,1 % ; CP3 = 8,0 % ; CP4 (non figuré) = 3,0 %.
Reconstruction des variables avec les trois premiers axes : 80 à 92 % (à 75 % pour Lpe).

Contribution des variables : Lte = 13,1 ; 1,3 ; 0,0. lat = 12,6 ; 3,7 ; 0,1. Lsc = 8,9 ; 18,2 ; 0,0. Doe = 11,3 ; 11,1 ; 0,1. doc = 9,3 ; 20,0 ; 0,5. Lwb = 13,8 ; 0,0 ; 1,3. lth = 5,4 ; 26,2 ; 21,5. hth = 11,6 ; 6,7 ; 1,9. Lpe = 11,2 ; 0,0 ; 0,6 (et 74,5 par l'axe 4). hpe = 2,9 ; 12,7 ; 74,1. L'axe I est un facteur de taille (Lte, lat et Lwb lui sont fortement corrélés) mais aussi de forme car la contribution des variables n'y est pas équivalente. L'axe II est surtout constitué par Lsc, doc, lth et hpe ; III par hpe et lth.

Pour les mâles, le pourcentage de « bien classés » atteint 96,3 % - Pseudo-F1 = 938,92 - F maximum des variables = 16,87 avec 2 et 321 ddl pour doc. Deux mâles du Sirwa seraient mieux classés dans le groupe II et 10 individus de ce groupe II (dont 2 de Bou Rmdane et 3 de Tazalt qui sont des localités géographiquement proche du Sirwa) présentent des mensurations qui les rapprocheraient du groupe III. En contrepartie, tous les mâles du groupe I sont bien classés dans leur groupe.

Test de reconnaissance des mâles

Des mâles hétérospécifiques (*Aphaenogaster curiosa*, *A. atlantis* Santschi, 1929) introduits dans les sociétés expérimentales d'*A. (supersp.) praedo* (formées d'une femelle vierge et de quelques dizaines d'ouvrières) sont toujours rejetés et tués, quelque soit la provenance de la colonie receveuse. Les expériences menées entre colonies d'*A. (supersp.) praedo* donnent les résultats que voici (le premier numéro est celui de la colonie d'origine de la reine ailée dans la liste, le second celui de celle des mâles).

Populations d'*Aphaenogaster praedo*

Pour 4x20, 4x29, 5x28, 20x27, 21x28, 30x29 les mâles introduits ont été acceptés ; ils se regroupent avec les ouvrières et la reine dans le nid et y survivent plus d'un mois, parfois jusqu'à deux mois. Cependant, la reine n'a pas été fécondée (ailes conservées, spermathèque vide à la dissection).

Pour 20x30, 30x20, 31x28, 27x30 les mâles ont été éliminés dans les trois à cinq jours suivants leur introduction, parfois après un « début » d'adoption (le mâle pénètre dans le nid et se rapproche du groupe formé par la reine et les ouvrières). La reine n'a pas été fécondée.

La fécondation n'a été constatée que pour 28x29 (spermathèque garnie).

Taxonomie et groupes de populations

Aphaenogaster (superspecies) praedo Em. (voir les figures dans CAGNIANT, 1987)

Ouvrières : Epines moyennes ou assez grandes ; striation du gastre sans stries transversales à la base et à disposition symétrique sur la majorité des individus.

Mâles : Yeux et ocelles moyens ; scape plus grand que les deux premiers articles du funicule. Propodéum caractéristique par sa face dorsale allongée, surbaissée par rapport au plan du thorax, droite, ne tombant pas progressivement en arrière. Plaque sous génitale échancrée au sommet, valve moyenne plus de trois fois plus longue que haute de profil, avec un digitus en crochet plus ou moins rectangulaire, souvent peu épais.

Reines : Mésonotum en retrait par rapport au pronotum qui est oblique. Epines bien développées.

A pour groupe-frère *A. curiosa* (voir CAGNIANT, 1990c) ; dans une acception cladiste stricte, ce taxon devrait aussi constituer une superspèce.

Ouvrières : Epines généralement plus courtes ; tête relativement plus large et moins rétrécie en arrière des yeux, scape plus court. Stries du gastre disposées selon des figures très variées, souvent dissymétriques.

Mâles : Yeux et ocelles grands ; scape plus court, au plus égal aux deux premiers articles du funicule. Propodéum tombant progressivement vers l'arrière. Plaque sous génitale sans échancrure au sommet ; valve moyenne plus massive, moins de trois fois plus longue que haute avec un digitus épais et arrondi.

Reines : Mésonotum peu ou pas en retrait sur le pronotum qui est vertical. Epines plus petites.

A. dejeani Cagniant, 1982 (voir aussi CAGNIANT, 1992b) partage avec ces deux taxons plusieurs caractères (développement des ocelles et allongement de la face dorsale du propodéum chez les mâles, réduction des ailes chez les reines) mais se distingue par plusieurs apomorphies particulières.

Description des groupes de populations d'*Aphaenogaster (supersp.) praedo*

Des exemplaires représentatifs de chaque groupe ont été déposés au Muséum d'Histoire naturelle, Paris (n° 1903, 1904 et 1905 de la collection de Formicidae en alcool ou n° 859 du Registre des dépôts au Laboratoire d'Entomologie du MNHN).

Populations nord-occidentales (Echantillons 1 à 15)

Ouvrières : Nombre d'individus mesurés : 345 ; rapports biométriques usuels ; minimum - moyenne (écart-type) - maximum :

Longueur moyenne de la tête pour tous les individus (indicatif de référence de taille) : 1,70 mm.

Lte/lat : 1,55 - 1,681 (0,062) - 1,80 ; Lsc/lat = 1,78 - 1,981 (0,082) - 2,10 ; Doe/Lte = 0,13 - 0,143 (0,006) - 0,16 ; indice des épines : 1,10 - 1,532 (0,131) - 1,98 ; Lpe/hpe = 1,68 - 1,956 (0,050) - 2,20 ; Lpp/lpp = 1,06 - 1,379 (0,088) - 1,59.

Avant-corps rouge ferrugineux assez constant ; tégument réticulé, faibles rides en mailles, plus ou moins effacées sur l'occiput et le dessus du thorax, plus fortes et transversales sur le propodéum. Epines moyennes (1,5 fois leur intervalle à la base) ; noeud du pétiole presque hémisphérique (figure 4,1). La population du Jbel Wamsin présente des épines plus courtes (ind. ép. = 1,10 - 1,370 (0,116) - 1,54 ; n = 65) (figure 4,11).

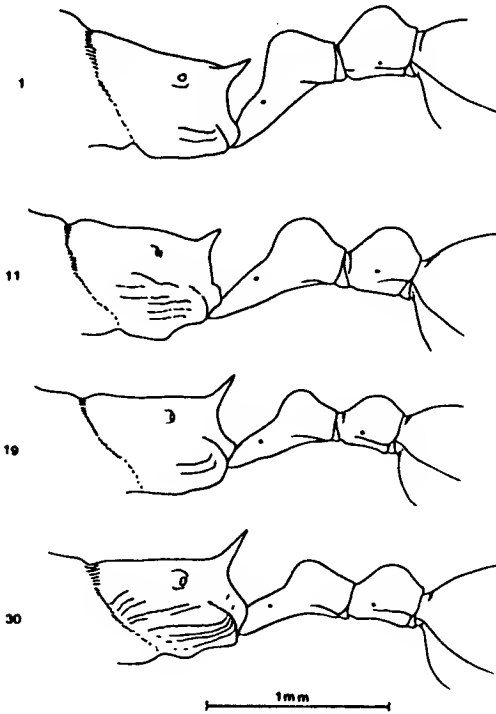


Figure 4

Profil des pétioles des ouvrières pour quelques échantillons remarquables.
Les numéros sont ceux des localités du texte.

Reines : n = 20. Lte/lat = 1,46 - 1,509 (0,023) - 1,54 ; Lsc/lat = 1,55 - 1,658 (0,055) - 1,73 ; Doe/Lte = 0,21 - 0,220 (0,006) - 0,23 ; indice des ocelles = 0,31 - 0,398 (0,042) - 0,47 ; Lwb/lth = 2,08 - 2,461 (0,202) - 2,66 ; Lwb/hth = 1,80 - 1,889 (0,070) - 1,97 ; ind. ép. = 1,50 - 1,712 (0,158) - 1,93 ; Lpe/hpe = 1,56 - 1,646 (0,052) - 1,71 ; Lpp/lpp = 0,90 - 1,009 (0,073) - 1,10.

Mâles : n = 155. Lte/lat = 1,18 - 1,234 (0,034) - 1,32 ; Lsc/lat = 0,46 - 0,525 (0,029) - 0,63 ; Doe/Lte = 0,40 - 0,468 (0,022) - 0,53 ; ind. oc. = 0,43 - 0,541 (0,057) - 0,62 ; Lwb/lth = 2,16 - 2,481 (0,130) - 2,66 ; Lwb/hth = 1,61 - 1,825 (0,077) - 1,95 ; Lpe/hpe = 1,92 - 2,121 (0,134) - 2,58 ; Lpp/lpp = 0,79 - 0,903 (0,054) - 1,04.

Populations d'*Aphaenogaster praedo*

Présence de soies longues et relevées dépassant la pubescence couchée sur les tibias postérieurs et moyens (figure 5B,1). Noeud du pétiole bas mais anguleux (figure 5A,1). Digitus de la valve moyenne en crochet assez long, plus rarement un peu épaissi (figure 6, 1 et 13).

Répartition : Etages bioclimatiques semi arides à hiver chaud ou tempéré. Du sud d'Essaouira à l'oued Sous, du littoral aux premiers reliefs du Haut Atlas occidental. Commune en bord de mer, ça et là dans les vallées jusque vers 1000 m dans l'intérieur ; dans le domaine du Chêne vert subhumide, elle est relayée par *A. curiosa*. Manque vers Safi, dans la Meseta et à l'est vers Marrakech où l'on trouve les différentes formes d'*Aphaenogaster* (*suprasp.*) *senilis* Mayr (CAGNIANT, 1992a).

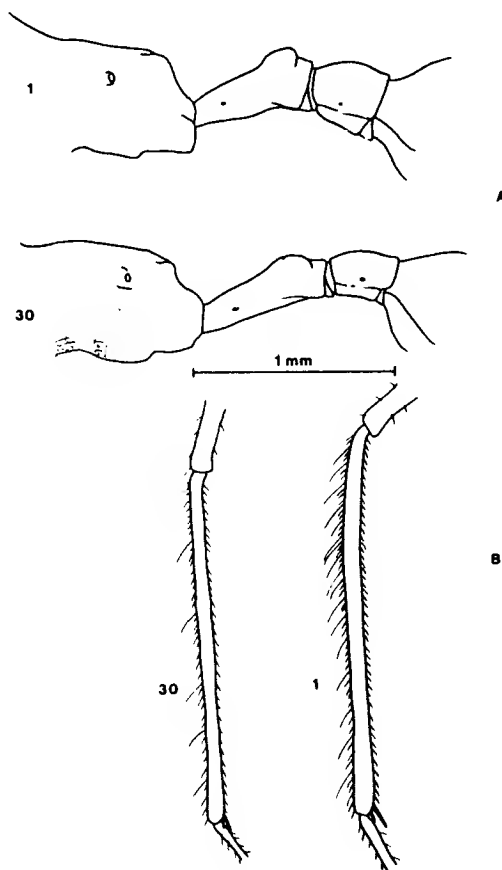


Figure 5

- A. Profil comparé des propodéums et des pétioles des mâles : 1 de Chichawa - 30 du Sirwa.
 B. Pilosité des tibias postérieurs pour les mêmes échantillons.

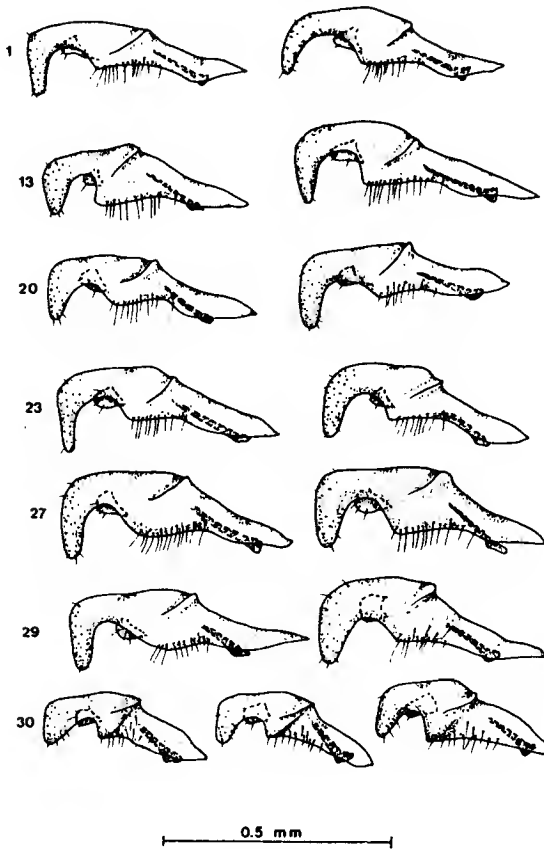


Figure 6

Valves moyennes des génitalia des mâles.

Pour chacun des échantillons (un par ligne), on a représenté les aspects les plus extrêmes.

Populations méridionales et orientales (Echantillons 16 à 29)

Ouvrières : $n = 278$. Lte moyenne = 1,72 mm. Lte/lat = 1,54 - 1,677 (0,044) - 1,80 ; Lsc/lat = 1,75 - 1,982 (0,085) - 2,22 ; Doe/Lte = 0,15 - 0,161 (0,007) - 1,18 ; ind. ép. = 1,24 - 1,609 (0,115) - 1,77 ; Lpe/hpe = 1,60 - 1,901 (0,052) - 2,20 ; Lpp/lpp = 1,10 - 1,399 (0,02) - 1,66.

La couleur de l'avant corps varie du rouge brique (éch. 26) ou rouge clair (éch. 19, localité à la limite de l'étage saharien à hiver chaud), à une teinte presque noire en entier (éch. 21, forme mélanisée de montagne, la localité étant un îlot de subhumide à hiver tempéré). Les yeux sont proportionnellement plus gros que dans le groupe précédent. Le noeud pétiolaire reste arrondi, la longueur des épines et la sculpture similaires. Outre sa coloration claire, l'échantillon du Sidi Ifni (19) est de taille moyenne plus petite (Lte = 1,68 mm) avec des épines longues et redressées, des noeuds bas et une striation du gastre particulièrement dense et fine (ind. ép. = 1,48 - 1,574 - 1,77 ; Lpe/hpe = 1,90 - 2,053 - 2,20).

Reines : $n = 14$. Lte/lat = 1,43 - 1,511 (0,053) - 1,58 ; Lsc/lat = 1,57 - 1,670 (0,064) - 1,76 ; Doe/Lte = 0,24 - 0,253 (0,012) - 0,27 ; ind. oc. = 0,49 - 0,566 (0,105) - 0,86 ;

Populations d'*Aphaenogaster praedo*

Lwb/lth = 2,47 - **2,655** (0,077) - 2,77 ; Lwb/hth = 1,92 - **1,972** (0,039) - 2,03 ; ind. ép. = 1,61 - **1,761** (0,122) - 1,92 ; Lpe/hpe = 1,60 - **1,665** (0,056) - 1,73 ; Lpp/lpp = 0,91 - **1,008** (0,081) - 1,12.

Mâles : n = 132. Lte/lat = 1,17 - **1,239** (0,036) - 1,33 ; Lsc/lat = 0,54 - **0,601** (0,030) - 0,68 ; Doe/Lte = 0,47 - **0,577** (0,028) - 0,66 ; ind. oc. = 0,62 - **0,771** (0,041) - 0,96 ; Lwb/lth = 2,38 - **2,820** (0,109) - 3,05 ; Lwb/hth = 1,81 - **1,931** (0,053) - 2,08 ; Lpe/hpe = 1,78 - **2,206** (0,194) - 2,67 ; Lpp/lpp = 0,72 - **0,899** (0,067) - 1,01.

Dans les deux sexes, les yeux et les ocelles sont plus gros, l'alitrone plus étroite et plus basse que dans le groupe précédent. Les génitalia des mâles conservent cependant une morphologie très semblable (figure 6 ; 20, 23, 27, 29).

Répartition : Etages arides à hiver chaud ou tempéré. Assez commune du sud de l'oued Sous au sud de Sidi Ifni le long du littoral mais pas trouvée dans l'arganeraie d'Ademine sur sable vers 100 m (au NE de Biougra). Dans la plaine du Sous, elle disparaît des basses altitudes après Taroudannt si bien que vers l'est, les stations gagnent en élévation (absente par exemple à Agadir-n-Iznagn, 521 m et à Aoulouz, 660 m) pour atteindre les pentes du Haut Atlas vers 1000 m (éch. 27, 28), qu'elle ne dépasse pas ; l'étage du Chêne vert est occupé ici par *Aphaenogaster atlantis* (CAGNIANT, 1990d). Ça et là sur les versants occidentaux de l'Anti Atlas jusque vers 1500 m ; elle manque vers Irherm (1706 m), les altitudes devenant trop fortes. Sur les crêtes au-delà de 2000 m, on trouve *A. dejeani* Cagniant, 1982.

Population du Sirwa (Echantillons 30 et 31)

Ouvrières : n = 55. Lte moyenne = 1,56 mm. Lte/lat = 1,57 - **1,643** (0,031) - 1,70 ; Lsc/lat = 1,78 - **1,977** (0,065) - 2,12 ; Doe/Lte = 0,15 - **0,161** (0,007) - 1,18 ; ind. ép. = 1,37 - **1,775** (0,128) - 2,05 ; Lpe/hpe = 1,94 - **2,039** (0,067) - 2,27 ; Lpp/lpp = 1,30 - **1,409** (0,061) - 1,62.

Coloration de l'avant corps noir rougeâtre, devenant d'un rouge plus franc sur le dessus de la tête et du pronotum. Epines grandes et relevées ; la face antérieure du noeud pétiolaire est plus courte et plus abrupte que la postérieure (figure 4, 30). Les rides sur l'avant de la tête, les côtés du thorax et le propodéum sont plus nettement marquées que sur la majorité des individus des deux autres groupes ; striation du gastre fine et serrée.

Reines : n = 5. Lte/lat = 1,45 - **1,479** - 1,53 ; Lsc/lat = 1,52 - **1,615** - 1,69 ; Doe/Lte = 0,25 - **0,256** - 0,27 ; ind. oc. = 0,53 - **0,545** - 0,59 ; Lwb/lth = 2,64 - **2,731** - 2,80 ; Lwb/hth = 1,94 - **1,975** - 1,99 ; ind. ép. = 1,66 - **1,851** - 1,98 ; Lpe/hpe = 1,62 - **1,732** - 1,88 ; Lpp/lpp = 0,90 - **1,013** - 1,20.

Le mésonotum est nettement en retrait par rapport au pronotum qui s'incurve en arrière ; le propodéum devient presque aussi important que le thorax proprement dit, formant une longue face dorsale qui est plus du double de la face déclive (comparer la figure 7 avec le profil d'une reine de Chichawa dans CAGNIANT, 1987 : 160, fig. c).

Mâles : n = 37. Lte/lat = 1,19 - **1,254** (0,035) - 1,32 ; Lsc/lat = 0,52 - **0,656** (0,042) - 0,72 ; Doe/Lte = 0,52 - **0,546** (0,018) - 0,58 ; ind. oc. = 0,63 - **0,694** (0,041) - 0,77 ; Lwb/lth = 2,28 - **2,797** (0,139) - 3,07 ; Lwb/hth = 1,82 - **1,922** (0,050) - 2,01 ; Lpe/hpe = 2,21 - **2,445** (0,124) - 2,68 ; Lpp/lpp = 0,81 - **0,959** (0,075) - 1,13.

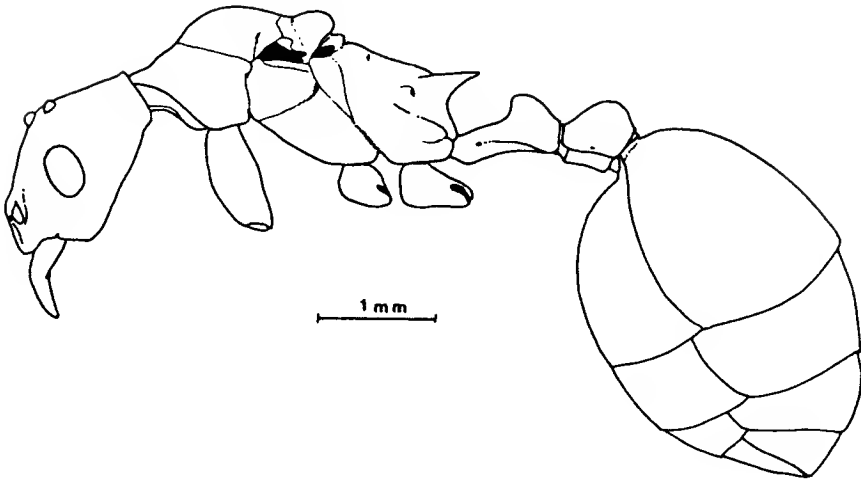


Figure 7

Profil d'une reine du Sirwa.

Le métasternum présente en avant des coxae III, une constriction qui est peu ou pas marquée sur les mâles des autres groupes. Face dorsale du propodéum plus ou moins convexe, noeuds pétiolaires bas (figure 5 A, 30). Le premier tergite du gastre est chagriné au niveau de l'articulation avec le postpétiole (lisse dans les autres groupes). Sur les tibias II et III, les longues soies dressées sont peu nombreuses, en particulier dans la région apicale (figure 5 B, 30) ; chez quelques individus, on n'en trouve que 2 ou 3 pour tout le bord externe du tibia III. La valve moyenne a un digitus large et court, un antrum semi circulaire et un angle du calx aigu, prolongé sur le corps principal par une carène qui remonte obliquement vers le bord dorsal, absente sur les autres échantillons (figure 6, 30). Dans les trois castes, yeux et ocelles sont relativement gros, comme dans le groupe II.

Répartition : Massif du Sirwa occidental, entre 1800 et 2000, étage semi aride à hiver froid. Semble rare ; dès ces altitudes et plus haut, on trouve une forme locale d'*Aphaenogaster atlantis* et sur le versant oriental, *A. fallax* Cagniant, 1992 (voir addenda).

Discussion et conclusion

Aphaenogaster (supersp.) praedo occupe dans le sud-ouest marocain, une zone qui correspond essentiellement aux domaines de l'Arganier et du Thuya ; près du littoral, elle ne manque que sur les dunes vives, les sables ou les calcaires trop secs ou trop érodés ; en montagne, elle évite les stations trop froides.

Dans toute la région, l'homme a profondément modifié les climax (PELTIER, 1984) ; on ne peut guère juger dans quelle mesure ces dégradations ont contribué à fragmenter la répartition naturelle de cette fourmi pour lui donner l'aspect parfois discontinu qu'elle présente aujourd'hui. En de nombreuses localités (4, 5, 6, 18, 25, 26)

Populations d'*Aphaenogaster praedo*

elle s'accommode de milieux anthropisés. Bien que la biologie de ces *Aphaenogaster* ne s'y prête guère, des introductions par l'homme ne peuvent être exclues ; on en soupçonne par exemple chez *A. senilis* (CAGNIANT, 1992a) ou *A. wilsoni* Cagniant, 1988 (CAGNIANT, 1991b).

A. (supersp.) praedo apparaît comme originaire de la façade atlantique des Atlas où elle aurait formé deux groupes de populations actuellement séparées par l'embouchure de l'oued Sous. Sur le plan morphologique, elles diffèrent essentiellement par le développement des yeux (et des ocelles), ce qui peut s'interpréter pour le second groupe, comme une adaptation à une vie plus nocturne en relation à un environnement plus sec et plus chaud. Les deux groupes de populations seraient encore génétiquement proches ; les tests d'acceptation des mâles positifs impliquent des signaux de reconnaissance concordants entre les partenaires. Aucune fécondation n'a cependant été obtenue entre sexués des deux groupes, peut être à cause de conditions d'élevage défavorables (CAGNIANT, 1992a : 196). Les « mal classés » par l'AFD semblent davantage relever d'un phénomène statistique qu'être l'indice d'une intergradation ; on relève par exemple davantage de « mal classés » dans des échantillons provenant de localités marginales comme 29 (6 mal classés/25 individus) ou 27 (4/20) que dans des localités situées en principe près de la zone de contact des deux groupes de population et géographiquement proches entre elles, telles que 16 (2/18) et 5 (4/25), 6 (2/20) ou 7 (aucun mal classé).

Le Massif du Sirwa est formé de hauts plateaux dominés par le complexe strato-volcanique du Jbel Sirwa proprement dit (3305 m) (MICHARD, 1976 : 82). Le massif, qui ferme à l'est la plaine du Sous (PELTIER, 1982 : 11) se situe à la jonction de l'Anti et du Haut Atlas dont il est cependant isolé à l'est, au sud, à l'ouest et au nord-est par des vallées ou des dépressions et bloqué au nord-ouest par la barrière des localités culminantes du Haut Atlas dépassant souvent 3500 mètres. Le Sirwa constitue ainsi une « région naturelle » pour les biogéographes (GODRON, 1963).

Selon le modèle péripatrique de MAYR (1974 : 207 et seq.) les espèces nouvelles se différencient par isolement géographique de petites populations en situation périphérique. WARD (1989 : 126 et seq.) retient ce processus chez les Fourmis ; il observe que les espèces proches sont allopatriques. Chez les *Aphaenogaster* et d'autres fourmis marocaines, les espèces phylogénétiquement voisines sont également vicariantes, ce qui implique une spéciation géographique (CAGNIANT 1990a et b ; 1991a et c ; 1992b ; 1994). La population d'*A. (supersp.) praedo* du Sirwa illustre fort bien l'argumentation. Elle apparaît comme isolée, probablement petite et supportant des conditions écologiques fort différentes de celles des autres groupes. Son évolution se traduit par de petites particularités morphologiques, plus marquées chez les mâles. Lors des tests, les mâles de 30 et 31 ne sont jamais acceptés dans les autres colonies et seule une femelle de 30 a toléré des mâles de 29. Cette population semble donc avoir divergé sensiblement par rapport à celles des deux autres groupes. Le même phénomène s'observe chez d'autres fourmis qui ont différencié (mais selon une moindre mesure, les divergences sont surtout au niveau de la biométrie ; CAGNIANT, inédit), des populations particulières sur le versant occidental du Sirwa ; tel est le cas d'*Aphaenogaster atlantis* et de *Camponotus obscuriventris* Cagniant, 1991. Cette concordance pour plusieurs espèces suggère une formation des isolats par rétraction de l'aire originelle de distribution, selon le point de vue de FREY (1993).

Dater l'isolement est par contre plus délicat. D'après les géologues, le Massif du Sirwa s'est surélevé et individualisé entre la fin du Tertiaire et le début du Quaternaire, lors de l'orogénèse atlasique Pontico-pliocène (MICHARD, 1976 : 14, 215, 218) ; le volcanisme serait Plio-quaternaire (MICHARD, 1976 : 41, 199) mais ayant peut être débuté au Miocène (SELLI, cité par PELTIER et RISER, 1974 : 163). Ces considérations suggèrent que les fourmis du Sirwa évolueraient en situation d'isolement depuis plus d'un million d'années ou davantage. Cela peut paraître beaucoup mais l'on sait que contrairement aux Vertébrés (CHEYLAN, 1990), l'évolution des Insectes est

assez lente. L'étude des Coléoptères du Quaternaire montre qu'ils ont très peu varié au cours du dernier million d'années, la très grande majorité des formes fossiles étant absolument identiques aux espèces vivantes actuelles (POMEL, 1993). Les Fourmis conservées dans l'ambre depuis parfois 20 millions d'années sont relativement contemporaines (WILSON, 1985 ; BARONI et WILSON, 1987). Chez l'Abeille mellifère, on estime à un million d'années la divergence des trois lignées biogéographiques majeures regroupant les 10 sous-espèces connues (GARNERY *et al.*, 1992). Faute de fossiles et d'études biochimiques, on ne dispose encore d'aucun repère pour les fourmis nord-africaines mais l'étude de la superespèce *Aphaenogaster (supersp.) gemella* Rog. suggère une évolution au cours du Plio-pleistocène (CAGNIANT, 1994 : 28) ; les différentes « sous-espèces » d'*A. wilsoni* semblent s'être mises en place à la suite des glaciations quaternaires (CAGNIANT, 1991b : 60).

La catégorie « superespèce » est classiquement utilisée pour regrouper des prosopécies apparentées, bien différenciées et vicariantes (MAYR, cité par BERNARDI, 1980 : 385, 390). Nous l'employons ici pour nommer des groupes de populations manifestement affines mais présentant des statuts taxonomiques non équivalents. Cette façon de voir se place dans une conception gradualiste de la formation des espèces, des populations pouvant se trouver dans une situation évolutive intermédiaire entre la « race géographique » (sous-espèces proprement dites, au sens de MAYR, 1974 : 230, 231, que l'on peut regrouper en une « espèce polytypique ») et la « bonne espèce » totalement individualisée. Comme toujours en pareil cas et pour éviter d'alourdir la nomenclature (WILSON et BROWN, 1953), nous éviterons de proposer des noms infraspécifiques.

Dans cette acception, la toponomie d'*Aphaenogaster (supersp.) praedo* Em. serait la suivante :

- *A. praedo* « au sens strict » (le « type » d'EMERY est de la région de Chichawa) : populations nord-occidentales auxquelles de rattachent celle du Jb. Wamsitn (= var. *ellipsoida* Santschi, 1933).
- *A. praedo* populations méridionales et orientales : aurait rang de « sous-espèce » de la précédente. Vers le sud se différencient des formes « extrêmes » comme la population de Fom Assaka.
- *A. praedo* population du Sirwa que l'on doit considérer comme une « espèce naissante » ayant subi une évolution avancée sur la voie de la spéciation. Les techniques de biologie moléculaire devraient permettre de préciser son degré de différenciation.

Addenda

1. Localités inédites d'*Aphaenogaster* marocaines

Aphaenogaster atlantis Santschi, 1929 : Massif du Sirwa occidental ; une forme locale, commune entre 1800 et 2300 m. Les autres stations précédemment connues sont toutes du Haut Atlas de Marrakech (CAGNIANT, 1990d).

Aphaenogaster curiosa Santschi, 1933 : Partie terminale du Haut Atlas avant la trouée d'Imi-n-Tanaout (dont le Jbel Gourzatine, éch. C4). Cette population se rattache à celle de la région d'Asni-Amezmitz (CAGNIANT, 1990c). Existe donc dans tout le Haut Atlas occidental.

Aphaenogaster dejeani Cagniant, 1982 : Tizi-n-Tiniffit, 1500 m, route de Zagora au sud d'Ouarzazat. Cette population ne présente pas de différences notables avec celles des sommets à Chêne vert rélictuels de l'Anti Atlas occidental autour de Tafraoute

Populations d'*Aphaenogaster praedo*

(Jb. El Kest, Jb. M'Qorn) (CAGNIANT, 1992b). *A. dejeani* donc exister tout le long de l'Anti Atlas, mais on manque encore de données sur la région centrale à l'Est d'Igherm.

Aphaenogaster wilsoni Cagniant, 1988 : Haut Dadés, au-dessus de Tilmî (2200 m), franchissant ici la ligne des crêtes du Haut Atlas central (Tizi-n-Ouerz, 3003 m). Les mâles possèdent des soies dressées sur les tibias II et III comme ceux du Haut Atlas central (alors que ceux des populations plus au nord en sont dépourvus ou n'en ont que deux ou trois). La répartition va donc de la Meseta au Moyen et Haut Atlas, jusqu'à Marrakech et Agadir.

Aphaenogaster fallax Cagniant, 1992 (c) : Jbel Sagho (Tizi-n-Tazazert, 2100 m) ; partie orientale du Massif du Sirwa (à l'ouest d'Anzal), entre 1900 et 2100 m. Les fourmilières sont toujours en bordure des ruisseaux, mais au-dessus du niveau des crues. Du Sirwa oriental jusqu'à l'Atlas d'Ain Sefra en Algérie.

2. *Camponotus ruber* Forel, 1894 bona species (stat. nov.)

Camponotus sicheli Mayr, 1866 regroupe une forme noire « typique » et une forme à tête et tronc rouge parfois plus ou moins mélanisée. La « forme noire » connue de la Kabylie de Collo et de la région d'Annaba en Algérie, vient d'être retrouvée dans le nord de la Tunisie (El Gomia à l'ouest de Mateur, Oléolentisque, 75 m). La « forme rouge » des Atlas algériens et marocains a été découverte plus au sud (Forêt de Kesra, est de Kairouan, Pins et Chênes verts, 820 m). Les deux formes coexistent en forêt de Kelibia (près de Menzel Temine, Cap Bon, Pins et Kermès, 140 m) et au sud d'El Fahs (Jbel Bargou, Pins et Chênes verts, 500 m). Dans le premier cas, la « forme rouge » est parfaitement rouge, dans le second elle est maculée de brun-noir.

Mis à part la coloration et la pilosité (plus fournie sur la « forme typique »), ces deux formes diffèrent peu par la biométrie des ouvrières (chez la « noire », l'écaille est en moyenne plus basse et plus épaisse) (CAGNIANT et ESPADALER, 1993 : 428, fig. 5). Sur un graphique d'ACP tenant compte de ces nouveaux échantillons (non représentés), les deux ensembles se recouvrent partiellement (l'échantillon du Jb. Bargou se plaçant au milieu des « rouges »).

FOREL (1890 : 6) signale des « variétés » plus ou moins tachées de noir en Algérie orientale. On ne peut cependant pas en conclure à l'existence certaine d'hybrides ; les formes partiellement mélanisées apparaissent plutôt comme des variations écotypiques que des indices d'introgression entre les « rouges » et les « noires ». Les populations des Baléares et de la Péninsule Ibérique (où la « forme noire » n'existe pas) présentent ainsi des individus plus ou moins rembrunis ; en Afrique du Nord et en Espagne méridionale, des populations littorales sont encore plus mélanisées (CAGNIANT et ESPADALER, 1993 : 430-431 et 433-434).

En conséquence, il est proposé de considérer *C. (supersp.) sicheli* Mayr comme une superspécie regroupant deux prospecies : la « forme noire » correspond à *Camponotus sicheli* Mayr, 1866 ; la « forme rouge » et les populations diversement mélanisées se rapportant à *Camponotus ruber* Forel, 1894 (stat. nov.) (= *C. sicheli* variété rouge Forel, 1894 ; = *C. sicheli* var. *rubra* Forel ; Karawajew, 1912). Son groupe-frère est *C. guanchus* Santschi, 1908 qui, dans l'acception cladiste stricte, devrait aussi constituer une superspécie (avec des prospecies en voie de différenciation dans les différentes îles des Canaries).

Le nord de l'Algérie orientale et la Kroumirie (où *C. sicheli* existe seul) furent isolés du continent (et en particulier des Atlas où domine *C. ruber*) par un bras de mer avec divers avatars géologiques au cours du Mio-pliocène (GIGNOUX, 1950 : 620 ; BAUDRY, 1992, carte : 754). *C. sicheli* aurait pu se différencier par isolement au cours de cette période, ce qui explique sa distribution encore restreinte dans des zones septentrionales pas trop éloignées de la mer. *C. ruber* plus au sud, occupe une aire plus

vaste dans tout le Maghreb, jusqu'en Espagne-Portugal et quelques îles. Les deux espèces se retrouvent à présent au contact en divers points de Tunisie.

Laboratoire d'Entomologie, Université P. Sabatier,
118 route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex, France

RÉFÉRENCES

- BARONI URBANI, C. and E.O. WILSON (1987).- The fossil members of the ant tribe *Leptomyrmecini* (Hym. Form.). *Psyche*, 94, 1-8.
- BAUDRY, M. (1992).- Les Chevaux d'Europe : une double filiation. *La Recherche*, 244, 754-756.
- BERNARDI, G. (1980).- Les catégories taxonomiques de la systématique évolutive. Les problèmes de l'espèce dans le règne animal. *Mem. Soc. zool. Fr.*, 40, 373-425.
- CAGNIANT, H. (1987).- Contribution à la connaissance des fourmis marocaines. Nouvelle description et compléments à la définition de l'espèce *Aphaenogaster praedo* Emery (Hym. Form. Myrm.). Problèmes posés par le groupe « *praedo* ». *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 123, 159-165.
- CAGNIANT, H. (1990a).- Contribution à la connaissance des fourmis marocaines. *Aphaenogaster miniata* n. sp. Description des trois castes, populations et justification de son statut de bonne espèce (Hym. Form.). *Nouv. Rev. Entomol.*, 7, 143-154.
- CAGNIANT, H. (1990b).- Contribution à la connaissance des fourmis marocaines. *Aphaenogaster sicardi* n. sp. (Hym. Form. Myrm.). *Bull. Mus. natl. Hist. nat. Paris*, 4ème sér. 12, sect. A, 123-133.
- CAGNIANT, H. (1990c).- Contribution à la connaissance des fourmis marocaines. Révision de l'espèce *Aphaenogaster curiosa* Santschi (n. status) (Hym. Form.). *J. Afr. Zool.*, 104, 457-475.
- CAGNIANT, H. (1990d).- Contribution à la connaissance des fourmis marocaines. *Aphaenogaster atlantis* Santschi, 1929 bona species (n. status) (Hym. Form. Myrm.). *Bull. Mus. natl. Hist. nat. Paris*, 4ème sér. 12, sect. A, 123-133.
- CAGNIANT, H. (1991a).- Etude des populations marocaines de la superspécies *Camponotus cruentatus* mise en évidence d'une espèce nouvelle du Maroc, *C. obscuriventris* (Hym. Form.). *EOS*, 67, 35-54.
- CAGNIANT, H. (1991b).- Contribution à la connaissance des fourmis marocaines. Répartition et variations géographique d'*Aphaenogaster wilsoni* Cagniant, 1988 (Hym. Form. Myrm.). *J. Afr. Zool.*, 105, 49-61.
- CAGNIANT, H. (1991c).- Contribution à la connaissance des fourmis marocaines. *Camponotus hölldobleri* n. sp. (Hym. Form.). *Bull. Soc. zool. Fr.*, 116, 37-48.
- CAGNIANT, H. (1992a).- Etude des populations marocaines d'*Aphaenogaster senilis* (Hym. Form. Myrm.). *Bull. Mus. natl. Hist. nat. Paris*, 4ème sér., 14, sect. A, 179-199.
- CAGNIANT, H. (1992b).- Contribution à la connaissance des fourmis marocaines. Description des trois castes d'*Aphaenogaster dejeani* Cagniant, 1982 (Hym. Form.). *Bull. Soc. zool. Fr.*, 117, 65-73.
- CAGNIANT, H. (1992c).- Contribution à la connaissance des fourmis marocaines. *Aphaenogaster fallax* n. sp. (Hym. Form. Myrm.). *J. Afr. Zool.*, 106, 197-210.
- CAGNIANT, H. (1994).- Contribution à la connaissance des fourmis marocaines. Description d'*Aphaenogaster rifensis* n. sp. Révision de la superespécies *Aphaenogaster (supersp.) gemella* Rog. (n. taxon). (Hym. Form.). *Bull. Soc. zool. Fr.*, 119, 15-29.

Populations d'*Aphaenogaster praedo*

- CAGNIANT, H., ESPADALER, X. et P. COLOMBEL (1991).- Biométrie et répartition de quelques populations d'*Aphaenogaster* (*suprasp.*) *senilis* (Hym. Form.) du Bassin méditerranéen occidental et du Maroc. *Vie Milieu*, 41, 61-71.
- CAGNIANT, H. et X. ESPADALER (1993).- *Camponotus guanchus* Santschi, 1908, stat. nov. et étude des populations de *Camponotus sicheli* Mayr, 1866 (Hym. Form.). *J. Afr. Zool.*, 107, 419-438.
- CHEYLAN, G. (1990).- Endémisme et spéciation chez les Mammifères méditerranéens. *Vie Milieu*, 40, 137-143.
- FOREL, A. (1890).- Fourmis de Tunisie et de l'Algérie orientale. *Annls Soc. ent. Belg.*, 34, 61-76.
- FREY, J.K. (1993).- Modes of Peripheral Isolate Formation and Speciation. *Syst. Biol.*, 42, 373-381.
- GARNERY, L., CORNUET, J.M. et M. SOLIGNAC (1992).- Evolutionary history of the honey bee *Apis mellifera* inferred from mitochondrial DNA analysis. *Molecular Ecology*, 1, 145-154.
- GIGNOUX, M. (1950).- Géologie Stratigraphie. Quatrième édition. *Masson éd.*, Paris, 733 p.
- GODRON, M. (1963).- Esquisse des régions naturelles - Maroc. *Publications Inst. natn. Rech. agron. Station centrale Phyto-écologie* Carte II, 3.
- KARAWAJEW, W. (1912).- Ameisen aus Tunisien und Algérien, nebst einigen unterwegs in Italien gesammelten Arten. *Horae Soc. Ent. Russ.* 12, 1-22.
- MAYR, E. (1974).- Populations, espèces et évolution. *Herman, éd.*, Paris, 496 p.
- MICHARD, A. (1976).- Eléments de Géologie marocaine. *Editions Service Géol. Maroc*, Rabat. 408 p.
- PELTIER, J.P. (1982).- La végétation du Bassin versant de l'Oued Sous (Maroc). *Thèse doct. Univ. Scientifique et médicale* Grenoble. CNRS AO 10820. 180 p.
- PELTIER, J.P. (1984).- Climax de végétation dans le Bassin versant de l'Oued Sous (Maroc). *Feddes Repertorium*, 95, 89-96.
- PELTIER, J.P. et J. RISER (1974).- Introduction à l'étude géomorphologique et géobotanique du Massif du Sirwa. *CNRS, Trav. RCP* 249, 159-174.
- POMEL, P. (1993).- Les Coléoptères du Quaternaire : leur rôle dans la reconstruction des Paléoclimats et des Paléoécosystèmes. *Bull. Ecol.* 24, 5-16.
- WARD, P.S. (1989).- Genetic and Social Changes associated with ant speciation. *Breed M.D. & R.E. Page (Eds.). The genetics of Social Evolution* Boulder, Wetsview Press, 123-148.
- WILSON, E.O. (1985).- Ants of the Dominican amber (Hym. Form.). *Psyche* 92, 1-37.
- WILSON, E.O. and W.L. BROWN Jr. (1953).- The subspecies concept and its application. *Syst. Zool.*, 2, 97-111.
- YEZERINAC, S.M., LOUGHEED, S.C. and P. HANDFORD (1992).- Measurement error, and morphometric studies : statistical power and observer experience. *Syst. Biol.*, 41, 471-482.